Pollen-Ultrastruktur und Systematik bei *Cremastosperma* und *Oxandra (Annonaceae)*

Von WILFRIED MORAWETZ und MARIA WAHA

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 11. Dezember 1986 durch das w. M. FRIEDRICH EHRENDORFER)

Pollen Ultrastructure and Systematics in *Cremastosperma* and *Oxandra (Annonaceae)*

Abstract

Pollen of *Cremastosperma* and *Oxandra* species from Eastern Peru were investigated with TEM and SEM. Both have single pollen grains with a widely extending sulcus. The exine is columellate, tectate, and has a massive hardly foliated basal layer in both genera. *Cremastosperma* has more, shorter and broader columellae, in contrast to *Oxandra* with less, longer and more narrow columellae. In regard to pollen ultrastructure (i. a. with the ectintine extending beyond the sulcus) *Cremastosperma* is closest to *Unonopsis* and *Bocageopsis* which are underlined by similar chromosome numbers (2n = 18) and nucleotypic structures. Therefore, *Cremastosperma* should be kept within the *Malmea*-tribe (sensu WALKER, 1971), possibly as a link to the *Guatteria* tribe, because of their great similarities in flower morphology. *Oxandra,* also a member of the *Malmea*-tribe, appears somewhat isolated because of its coarsly alveolar and regularily distributed intine, reminiscent of that in the sulcate *Polyalthia stuhlmannii* or some inaperturate *Polyalthia* species. Two distinct evolutionary lines in regard to aperture differentiation are proposed: From a presumably basic type with homogeneously distributed two-layered intine towards an extreme thickening of the ectintine on the one side, and towards a reduction of the ectintine under the aperture or beyond the apertural region on the other side.

Ultrastrukturelle Untersuchungen am Sporoderm von *Annonaceae*-Pollen weichen häufig grundsätzlich von lichtmikroskopischen Befunden ab (z. B. *Guatteria*-Tribus: MORAWETZ & WAHA, 1985; *Tetramerанthus:* HESSE & WAHA, 1984; *Fissistigma:* WAHA & MORAWETZ, 1987) oder ermöglichen wesentliche Erweiterungen des bisherigen Kenntnisstandes (z. B. *Sapranthus:* LE THOMAS et al., 1986; *Polyalthia:* WAHA & HESSE, 1987). Dadurch ergeben sich viel bessere Voraussetzungen für systematische (z. B. *Annona:* MORAWETZ, 1984) oder pollenevolutionäre (z. B. LE THOMAS, 1981; LE THOMAS et al., 1986; WAHA & MORAWETZ, 1987) Betrachtungen.

Deswegen erscheint es gerechtfertigt, die Pollenultrastruktur von zwei bisher noch nicht untersuchten neotropischen *Annonaceae*-

Gattungen zu präsentieren. Damit steigt die Zahl der in dieser Hinsicht wenigstens ansatzweise bekannten Gattungen auf 50 (= 38,5 % von insgesamt ca. 130).

Material und Methoden

Untersucht wurden *Cremastosperma cf. leiophyllum* (DIELS) R. E. Fr. (MORAWETZ & WALLNÖFER 110–25985, det. MORAWETZ) und *Oxandra riedeliana* R. E. Fr. (MORAWETZ & WALLNÖFER 12–51085, det. P. MAAS/Utrecht), Herbarbelege sind in Lima, U und WU hinterlegt. Beide Proben stammen aus dem amazonischen Peru (S von Pucallpa, Rio Yuyapichis, Panguana), wurden reifen Blüten entnommen und in FAA fixiert.

Die Methoden am Rasterelektronenmikroskop (REM) und Transmissionselektronenmikroskop (TEM) entsprechen früheren Arbeiten (WAHA, 1985; MORAWETZ & WAHA, 1985), für REM-Bilder wurde der Pollen jedoch nicht Kritisch-Punkt getrocknet.

Ergebnisse und Diskussion

Beide Gattungen haben monosulcate Einzelpollenkörner (WALKER, 1971), die im wesentlichen dem Typus entsprechen, der etwa bei *Meiocarpidium* (LE THOMAS, 1981) oder *Anaxagorea* (HESSE et al., 1985) auftritt, die größten Ähnlichkeiten ergeben sich jedoch mit dem Pollen der *Unonopsis*-Verwandtschaft (WAHA, 1985). Unterschiede zu den bisher bekannten monosulcaten Gattungen sind vor allem in der Exinestruktur sowie in der Dickenverteilung der Intine zu finden.

Cremastosperma ist eine westamazonisch zentrierte Regenwaldgattung mit derzeit 17 beschriebenen baumförmigen Arten (FRIES, 1959); die wirkliche Artenzahl dürfte jedoch wesentlich höher sein (MAAS verb.). Der Pollen ist globos bis ellipsoidal ca. 50 μm im Durchmesser und kollabiert normalerweise bei Lufttrocknung im Aperturbereich. Sein breiter und auffällig ausgebildeter Sulcus erstreckt sich zu beiden Seiten weit über den distalen Pol bis hin zum Äquator (Abb. 1a).

Im TEM erscheint das Sporoderm columellat-tectat (Abb. 1c–d). Die Fußschichte ist massiv bis grob granulär, nur an wenigen Stellen treten vereinzelte Lamellen auf. Davon erheben sich kurze und breite und häufig dicht nebeneinander stehende Columellae, die bisweilen aus grob gepackten Granula aufgebaut sind. Auf diesen ruht ein dickes und über weite Strecken massives Tectum, das nur von

---

Abb. 1: *Cremastosperma* (a–b: REM, c–d: TEM). a) Gesamtansicht eines kollabierten Pollenkornes, man beachte den langen Sulcus; b) Detail der foveolaten Oberfläche. c–d) Schnitte durch die Aperturregion (der Sulcus durch Pfeile begrenzt) mit je einer großen alveolär durchbrochenen Ektintineverdickung (dunkel) und der helleren Entintine. Die Exine fällt durch das massive, kaum durchbrochene Tectum auf. – Maßstäbe: 10 μm (a, c, d), 1 μm (b).

a

b

c

d

a b c d

Abb. 2: *Oxandra* (a–c: REM, d: TEM). a), c) Gesamtansichten des monosulcaten Pollens; der lange Sulcus tritt kaum hervor; b) Detail der rugulaten Oberfläche; d) Schnitt durch den unteren Teil der Aperturregion (durch Pfeile begrenzt); man beachte die gleichmäßig ausgebildete Endintine und die weitgehend reduzierte Ektintine. – Maßstäbe: 10 μm (a,c), 1 μm (b, d).

schmalen Lumina unterbrochen wird. Diese bedingen, zusammen mit dem im Schnitt z. T. welligen Tectum, die gleichmäßig foveolate Oberfläche der Pollenkörner (Abb. 1b).

Die Intine ist deutlich in eine elektronendichtere Ektintine und in eine heller erscheinende Endintine gegliedert (Abb. 1d). Im nicht-aperturen Bereich sind beide Intineschichten dünn, die Ektintine jedoch fast nicht sichtbar. Nur im Aperturbereich wölbt sich die um ein Vielfaches verdickte und lakunär durchbrochene Ektintine auf und bildet einen dicken, weit herausragenden Pfropfen innerhalb des Sulcus (Abb. 1c–d).

Auf den ersten Blick, besonders im lebenden Zustand erinnert der Habitus von *Cremastosperma* am meisten an *Guatteria*. Gleichartig sind vor allem die meist hängenden Blüten mit imbricater Knospenlage der meist oblong-obovaten Petalen, die Blütenentwicklung (offene Knospen, die bis zur Anthese wachsen und sich erst dann zur Bestäubungskammer schließen), Stamina mit verlängerten, abgestutzten Konnektiven und einsamige ± globose, gestielte Monocarpien. *Cremastosperma* unterscheidet sich jedoch von *Guatteria* durch die lateral angelegte Samenanlage (nicht basal wie bei *Guatteria:* FRIES, 1959), die oberseits stets hervortretende Mittelrippe des Blattes (MAAS et al., 1984, nicht eingesenkt), den monosulcaten Pollen (WALKER, 1971; Abb. 1a, nicht zonosulcat: MORAWETZ & WAHA, 1985) und die Chromosomenzahl $2n = 18$ (nicht $2n = 28$ wie bei *Guatteria*).

Der Pollen von *Cremastosperma* ist in den Neotropen vor allem *Unonopsis* ähnlich (WAHA, 1985), die einen fast identischen Exinequerschnitt aufweist, deren Intine unterhalb des Sulcus ebenfalls stark verdickt ist und deren kollabierte Pollenkörner denen von *Cremastosperma* verblüffend gleichen. *Bocageopsis* ist ebenfalls ähnlich (WAHA, 1985). Unterschiede finden sich vor allem in der Pollenkornoberfläche, die bei *Cremastosperma* rugulat-perforat ist (∅ der Lumina ca. ⅕ μm), bei *Unonopsis* foveolat und bei *Bocageopsis* schollig mit kleinen Perforationen ausgebildet ist.

Systematisch wird *Cremastosperma* von FRIES (1959) in die *Asimina*-Gruppe gestellt, die jedoch nach heutigen Maßstäben (Chromosomenzahlen, Pollendaten usw.) als inhomogen erscheint. Eine nähere Verwandtschaft mit der *Malmea*-Tribus (WALKER, 1971) wird durch die sehr ähnliche Pollenultrastruktur (siehe oben, Abb., WAHA, 1985), die identischen Chromosomenzahlen ($2n = 18$) und nucleotypischen Parameter (MORAWETZ, unveröffentlicht) unterstützt. Die Blütenmorphologie von *Cremastosperma* weicht jedoch von den Verhältnissen bei den meisten Gattungen der *Malmea*-Tribus (z. B. *Unonopsis, Bocageopsis, Malmea, Onychopetalum, Ephedranthus, Pseudoxandra*) deutlich ab (z. B. meist viel kleinere Blüten, vgl. MAAS et al., 1984) und ist der von *Guatteria* sehr ähnlich. Daher kann *Cremastosperma* möglicherweise als ein altes Bindeglied zwischen der *Malmea*- und der *Guatteria*-Tribus betrachtet werden.

Oxandra ist mit über 22 Arten über die gesamten Neotropen verteilt und kommt vom Regenwald bis in die Trockengebiete vor (FRIES, 1959; MORAWETZ unveröffentlicht). Der Pollen ist meist globos bis leicht ellipsoidal und ca. 30 μm im Durchmesser und kollabiert normalerweise beim Lufttrocknen nicht (Abb. 2a, c). Der Sulcus ist ebensogroß und über einen weiten Teil des Pollenkorns gehend wie bei *Cremastosperma.*

Wesentliche Unterschiede zu *Cremastosperma* ergeben sich vor allem bei der Sporodermstruktur (Abb. 2d, 3a–b). Die Fußschichte ist meist aus wenigen dicken Lamellen aufgebaut und bisweilen dünn massiv, wesentlich seltener jedoch granulär strukturiert. Die darauf aufgebauten Columellae sind schmäler und länger geformt, sehr locker verstreut und nur selten sichtbar aus granulaähnlichen Partikeln aufgebaut. Das darauf aufliegende Tectum erscheint im Schnitt perlschnurartig oder aus länglichen Einzelteilen zusammengesetzt (Abb. 3a), wodurch sich kleine Einsenkungen ergeben, die jedoch in den wenigsten Fällen tatsächlich in Lumina münden (diese wesentlich kleiner als bei *Cremastosperma*: Ø der Lumina nur ca. $1/15$ μm). Weiters ist das Tectum im Schnitt deutlich und z. T. grob gewellt, so daß es locker auf den Columellae aufzuliegen scheint. Dementsprechend ist die Oberfläche im REM deutlich rugulat (Abb. 2b), jedoch nicht regelmäßig und wesentlich kleiner perforiert und unterscheidet sich dadurch von *Cremastosperma* bzw. *Unonopsis* und verwandten Gattungen (vgl. WAHA, 1985). Im Randbereich des Sulcus verdünnen sich die Exine, vor allem aber die Columellae allmählich, die Fußschichte bleibt bisweilen in der Apertur teilweise erhalten (Abb. 2d).

Im Vergleich mit *Cremastosperma* und den meisten anderen monosulcaten Pollenkörnern der *Annonaceae* sind auch die Verhältnisse bei der Intine (Abb. 2d, 3b) gänzlich anders. *Oxandra* weist eine elektronendichtere Ektintine auf, die grob alveolär strukturiert ist, im extraaperturaten Bereich gleichmäßig dick bleibt und nur unterhalb des Sulcus deutlich dünner wird. Die hellere Endintine hingegen ist im gesamten Pollenkornbereich ± gleichmäßig dünn.

Oxandra paßt auf Grund des monosulcaten colummellat-tectaten Pollens, der Chromosomenzahl 2n = 18 und verschiedener Blütencharakteristika gut in die *Malmea*-Tribus (sensu WALKER, 1971). Die meist extrem reduzierte Karpellanzahl (oft nur mehr ein Monocarpium!) und die Ausbildung von trockenresistenten Campos-Arten (MORAWETZ unveröffentlicht) deutet jedoch schon auf eine gewisse isolierte Stellung hin. Diese wird auch durch die Ultrastruktur des Sporoderms unterstützt. Im Gegensatz zu *Cremastosperma* und anderen Gattungen der Tribus (WAHA, 1985) ist die Ektintine im gesamten Pollenkorn gleichmäßig dünn ausgebildet und unterhalb des Sulcus eher reduziert und nicht wie bei den anderen Taxa extrem verdickt. Weiters ist die Ektintine grob alveolär und das Textum locker bogig auf den Columellae aufliegend, beides Charakteristika, die innerhalb der *Malmea*-Tribus eher selten vorkommen. Eine sehr ähnliche Intineausbildung kommt bei der

Abb. 3: *Oxandra* (TEM). a) Querschnitt durch den monosulcaten Pollen, der Sulcus ist am oberen und unteren Ende angeschnitten; das bogige Tectum liegt locker auf den wenigen Columellae auf; b) Detail des Sporoderms, die hellere Endintine liegt unter der dünkleren grob alveolären Ektintine, darüber die colummellat – tectate Exine. – Maßstäbe: 10 μm (a) 1 μm (b).

monosulcaten *Polyalthia stuhlmannii* vor (LE THOMAS, 1971). Einige inaperturate *Polyalthia*-Arten weisen ebenfalls auffallend gleiche Sporodermstrukturen auf: Zwei offensichtlich als Aperturzonen angelegte Intinebereiche haben eine reduzierte Ektintine und eine homogen verlaufende Endintine (WAHA & HESSE, 1987). Weitere Untersuchungen werden klären müssen, ob die bisher vorliegenden und zu erwartenden Beispiele nicht zu zwei verschiedenen morphologischen Reihen der Aperturdifferenzierung zusammengefaßt werden können. Einerseits würde die Entwicklung von homogen verlaufenden Intineschichten zu einer stark vergrößerten Ektintine im Aperturbereich, andererseits zu einer reduzierten Ektintine und homogenen oder vergrößerten Endintine verlaufen. Eng mit diesen vermuteten Reihen hängt die Frage der Entwicklungsrichtung zusammen. Bisher wird allgemein eher die Progression von sulcat zu inaperturat bzw. von inaperturat zu disulcat favorisiert. Jedoch sollte auf Grund der vielen unerwarteten Zwischenformen, Aperturorientierungen und anderen Differenzierungsmustern (LE THOMAS et al., 1986; WAHA & MORAWETZ, 1987; WAHA & HESSE, 1987) eine umgekehrte Lesrichtung oder ein mehrmaliger Wechsel der Aperturtypen innerhalb eines kleinen Verwandtschaftsbereiches nicht ausgeschlossen werden.

Trotz der diversen palynologischen Ähnlichkeiten scheint eine nähere Verwandtschaft von *Oxandra* mit *Polyalthia* vorerst nicht wahrscheinlich, wenn auch amerikanisch-australische Disjunktionen bei *Annonaceae* häufiger aufzutreten scheinen, als dies bisher angenommen wurde (MORAWETZ, 1987).

Literatur

FRIES, R. E. (1959): *Annonaceae.* – In ENGLER, A., PRANTL, K. (Eds.): Die natürlichen Pflanzenfamilien, ed. 2, **17aII.** – Berlin: Duncker & Humblot.

HESSE, M., WAHA, M. (1984): Sporoderm characters of *Tetrameranthus duckei (Annonaceae)* and their systematic implications. – Pl. Syst. Evol. **147,** 323–326.

HESSE, M., MORAWETZ, W., EHRENDORFER, F. (1985): Pollen ultrastructure and systematic affinities of *Anaxagorea (Annonaceae).* – Pl. Syst. Evol. **148,** 253–285.

LE THOMAS, A. (1981): Ultrastructural characters of pollen grains of African *Annonaceae* and their significance for the phylogeny of primitive Angiosperms. – Pollen & Spores **22,** 265–342, and **23,** 5–36.

LE THOMAS, A., MORAWETZ, W., WAHA, M. (1986): Pollen of palaeo- and neotropical *Annonaceae:* Definition of the aperture by morphological and functional characters. In BLACKMORE, S., FERGUSON, I. K. (Eds): Pollen and Spores. Form and Function. – Linnean Society Symposium Series **12,** 375–388.

MAAS, P., VAN HEUSDEN, E. C. H., KOEK-NOORMAN, J., WESTRA, L. Y. Th. (1984): Synoptical key to the neotropical genera in *Annonaceae.* – Meded. Bot. Mus. Herb. Rijksuniv. Utrecht **516,** 1–12.

MORAWETZ, W. (1984): Karyologie, Ökologie und Evolution der Gattung *Annona (Annonaceae)* in Pernambuco, Brasilien. – Flora **175,** 435–447.

MORAWETZ, W. (1987): Karyosystematics and evolution of Australian *Annonaceae,* as compared with *Eupomatiaceae, Himantandraceae* and *Austrobaileyaceae.* – Pl. Syst. Evol. (in press).

MORAWETZ, W., WAHA, M. (1985): A new pollen type, C-banded and fluorescent counterstained chromosomes and evolution in *Guatteria* and related genera *(Annonaceae).* – Pl. Syst. Evol. **150,** 119–141.

WAHA, M. (1985): Ultrastruktur und systematische Bedeutung des Pollens bei *Bocageopsis, Ephedranthus, Malmea* und *Unonopsis (Annonaceae).* – Pl. Syst. Evol. **150,** 165–177.

WAHA, M. (1987): Different derivation of fragile exines within *Annonaceae.* – Pl. Syst. Evol. (in press).

WAHA, M., HESSE, M. (1987): Aperture types within *Sapranthus* and *Polyalthia (Annonaceae).* – Pl. Syst. Evol. (in press).

WAHA, M., MORAWETZ, W. (1987): Pollen evolution in *Annonaceae* with special reference to the disulcate Australian endemic genera. – Pl. Syst. Evol. (in press).

WALKER, J. W. (1971): Pollen morphology, phytogeography and phylogeny of the *Annonaceae.* – Contr. Gray. Herb. **202,** 3–131.

Frau Dr. E. DANNER danken wir für die Herstellung der Pollenbilder, Prof. Dr. H.-W. KOEPCKE für den angenehmen Aufenthalt in Panguana. Die österreichische Akademie der Wissenschaften hat in dankenswerter Weise die Finanzierung der Geländearbeit gefördert. Die Arbeit wurde vom „Fonds zur Förderung der Wissenschaftlichen Forschung in Österreich" (Projekt Nr. 5812B) unterstützt.

Anschrift der Verfasser: Univ.-Doz. Dr. WILFRIED MORAWETZ, DR. MARIA WAHA, Institut für Botanik und Botanischer Garten der Universität Wien, Rennweg 14, A-1030 Wien, Österreich.